BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 32 — N° 6, 1960 (1961), pp. 473-483.

L'ARC HYOÏDIEN

Par Chr. GUTH.

Le squelette viscéral se compose d'une série d'arcs qui portent originellement les branchies et consolident la paroi de la région antérieure du tube digestif, le pharynx. Mais alors que les arcs postérieurs ont gardé, au moins dans les premiers stades de l'ontogenèse, leur constitution et leur rôle d'arcs branchiaux, les antérieurs, prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien, se sont progressivement incorporés au crâne pour en constituer le splanchnocrâne.

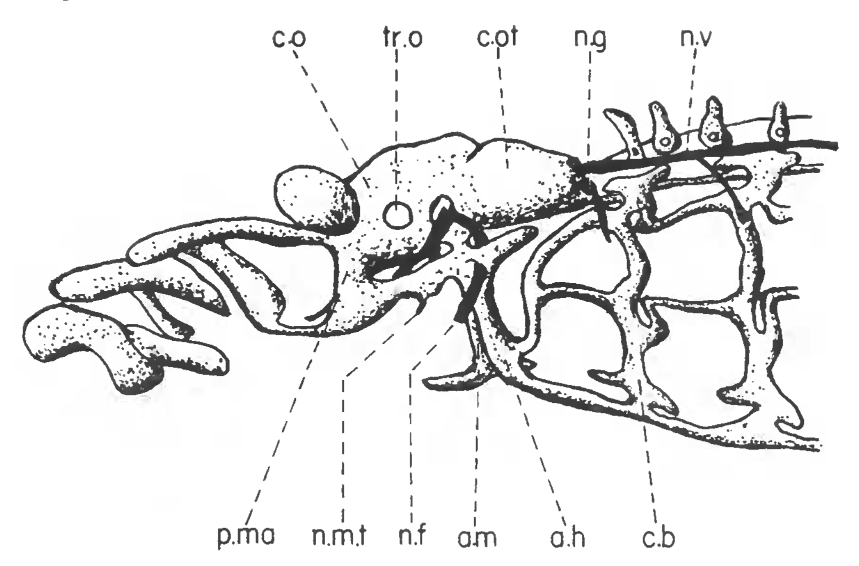


FIG. 1. — Squelette céphalique de la Lamproie (d'après SEWERTZOV et DE BEER) ; *a. h.*, arc hyoïdien ; *a. m.*, arc mandibulaire ; *c. b.*, corbeille branchiale ; *c. o.*, cartilage orbitaire ; *c. ot.*, capsule otique ; *n. f.*, nerf facial ; *n. g.*, nerf glossopharyngien ; *n. m. t.*, branche mandibulaire du trijumeau ; *n. v.*, nerf vague ; *p. ma.*, arc prémandibulaire ; *tr. o.*, trou optique.

Cette incorporation a entraîné des modifications anatomiques qui rendent souvent difficile l'appréciation des homologies. Celles-ci ne peuvent en effet être retrouvées que si l'on suit, au cours de l'évolution, les transformations progressives des différents constituants.

C'est ce que nous allons tenter pour l'arc hyoïdien. Considérons d'abord les Vertébrés les plus primitifs, les Agnathes : chez les actuels, par exemple la Lamproie, le squelette viscéral est représenté par un réseau cartila-

gineux en continuité avec le neurocrâne et la vaste corbeille branchiale qui lui fait suite vers l'arrière. L'architecture très particulière de cet ensemble, la nature extraviscérale de ses constituants, sa refonte totale au cours de la métamorphose, rendent incertaine, toute homologie avec les éléments du squelette viscéral des Gnathostomes. Une tentative dans ce but a cependant été faite par SEWERTZOV et plus récemment par JOHNELS (fig. 1).

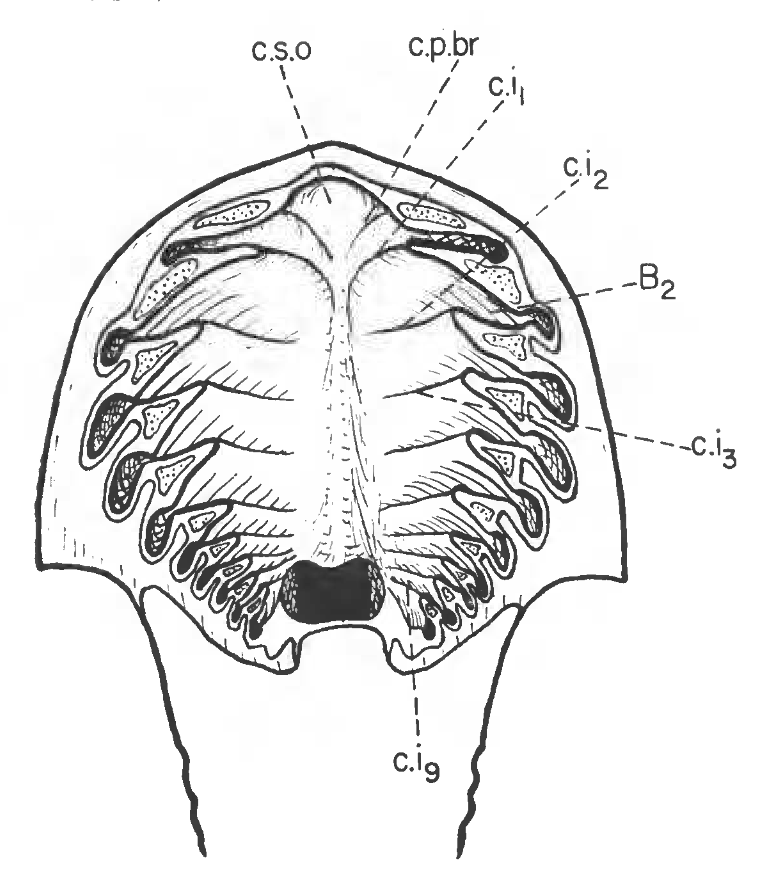


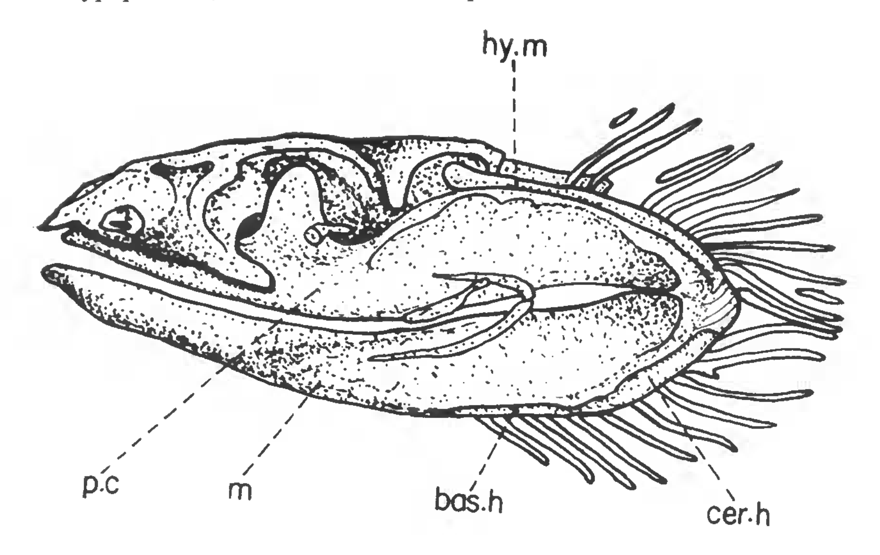
FIG. 2. — Chambre oralobranchiale de *Kieraspis* (d'après STENSIÖ). B_2, deuxième fosse branchiale (= évent) ; $C.\,i_1$, première crête interbranchiale (= arc mandibulaire) ; $C.\,i_2$, deuxième crête interbranchiale (= arc hyoïdien) ; $C.\,i_3$ à $C.\,i_9$, troisième à neuvième crêtes interbranchiales (= 3^e^ à 9e arcs viscéraux). *C. p. br.*, crête prébranchiale (= arc prémandibulaire). *C. s. o.*, champs supraoral.

Par contre chez les Céphalaspidés, Agnathes fossiles, la constitution du squelette viscéral présente une régularité telle, que STENSIÖ a été amené à y déterminer les divers arcs viscéraux qui, comme chez la Lamproie, restent cependant insegmentés et font bloc avec le neurocrâne (fig. 2).

Considérons à présent les Gnathostomes. Les arcs viscéraux y sont tou-

jours originellement segmentés transversalement, et nettement limités les uns par rapport aux autres, et par rapport au neurocrâne.

Typiquement, tout arc viscéral comporte de haut en bas, les éléments



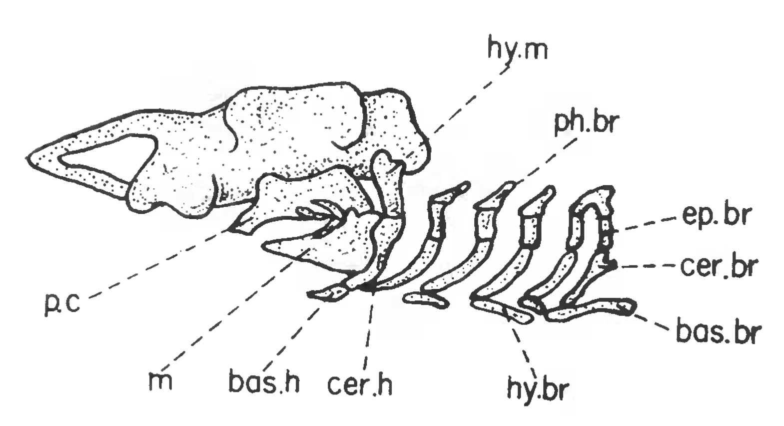


Fig. 3. — *a*) *Chlamydoselachus*, crâne en vue latérale (d'après Allis) ; *b*) *Mustelus*, crâne et squelette viscéral (d'après Goodrich) ; *bas. br.*, basibranchial ; *bas. h.*, basihyal ; *cer. br.*, cératobranchial ; *cer. h.*, cératohyal ; *ep. br.*, épibranchial ; *hy. br.*, hyobranchial ; *hy. m.*, hyomandibulaire ; *m.*, mandibule ; *p. c.*, palato-carré ; *ph. br.*, pharyngobranchial.

suivants : un infra- et un supra-pharyngobranchial, un épibranchial, un cératobranchial, un hypobranchial ; un segment impair le basibranchial ou copule, réunit les deux arcs d'une même paire.

Lorsqu'il s'agit de l'arc hyoïdien, ces pièces sont appelées pharyngohyal, épi- cérato-, hypo-, et basihyal.

Le squelette viscéral offre chez les Gnathostomes une grande variété de forme. Les différents arcs ne possèdent que rarement, toutes les pièces d'un arc typique. Parmi celles qui peuvent manquer citons en particulier, les pharyngobranchiaux et l'hypobranchial.

Voyons maintenant comment se présente l'arc hyoïdien à travers les divers groupes :

Sélaciens. *Chlamydoselachus* et *Mustelus* (fig. 3). On distingue un hyomandibulaire, un cératohyal, un basihyal ; l'hypohyal manque, à moins que comme l'admettent certains auteurs, il ne soit incorporé au basihyal.

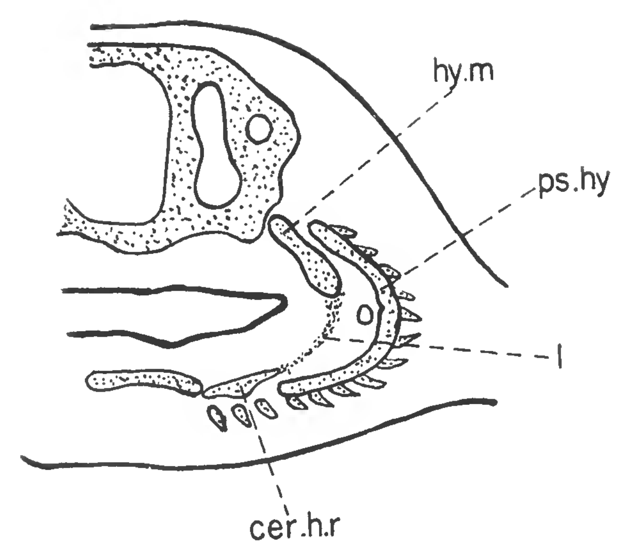


Fig. 4. — Pseudohyoïde des Batoïdes (d'après de Beer), *cer. h. r.*, cératohyal régressé ; *hy. m.*, hyomandibulaire ; *l.*, ligament (= vestige de la portion supérieure du cératohyal) ; *ps. hy.*, pseudohyoïde.

A quelle partie de l'arc-type correspond l'hyomandibulaire ? Pour Gegenbaur, Schauinsland et Allis, ce serait un épihyal. Par contre des recherches embryologiques ont conduit Holmgreen à la considérer comme un pharyngo-épihyal. En effet chez l'embryon un amas cellulaire, entre la capsule otique et l'ébauche de l'hyomandibulaire, et qui représenterait le suprapharyngohyal, s'unit en grande partie à l'extrémité supérieure de l'hyomandibulaire pour en former la tête articulaire. L'infrapharyngohyal, presque toujours absent, n'existerait que chez *Scyliorhinus* et *Heterodontus* sous la forme du ligament postspiraculaire inférieur. Chez les Batoïdes cet amas cellulaire en question se fusionne avec le crâne, et l'hyomandibulaire correspond donc à l'épihyal (Allis le considérait comme pharyngohyal). Le cératohyal est régressé en grande partie, et remplacé par un pseudohyoïde (travaux de de Beer), résultant de la coalescence des bases des rayons branchiaux (fig. 4).

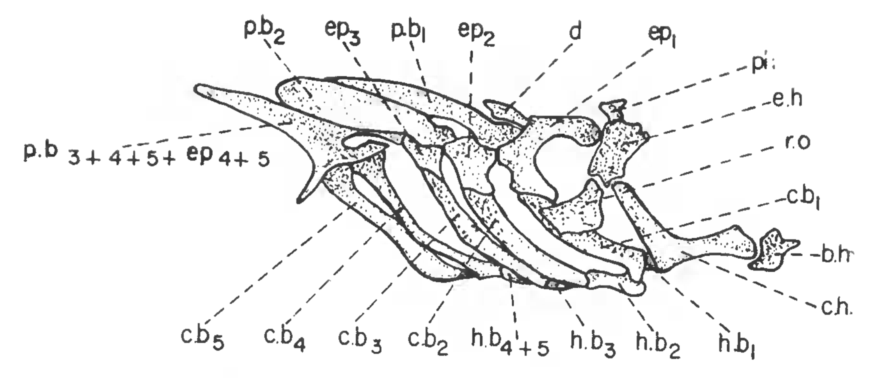


Fig. 5. — *Chimaera monstrosa.* Squelette viscéral en vue latérale (d'après Devillers, *in* Traité de Zoologie de Grassé), *b. h.*, basihyal ; *c. b.* 1-5, cératobranchiaux ; *c. h.*, cératohyal ; *d.*, cartilage surnuméraire du 1er arc (?) ; *e. h.*, épihyal ; *ep.* 1-3, épibranchiaux ; *h.b.*, hypobranchiaux ; *p. b.* 1-2, pharyngobranchiaux ; *p.* $b_3 + 4 + 5 +$ *ep.* $4 + 5$, pharyngo- et épibranchiaux fusionnés ; *ph.*, pharingohyal ; *r. o.*, cartilage supportant les rayons operculaires.

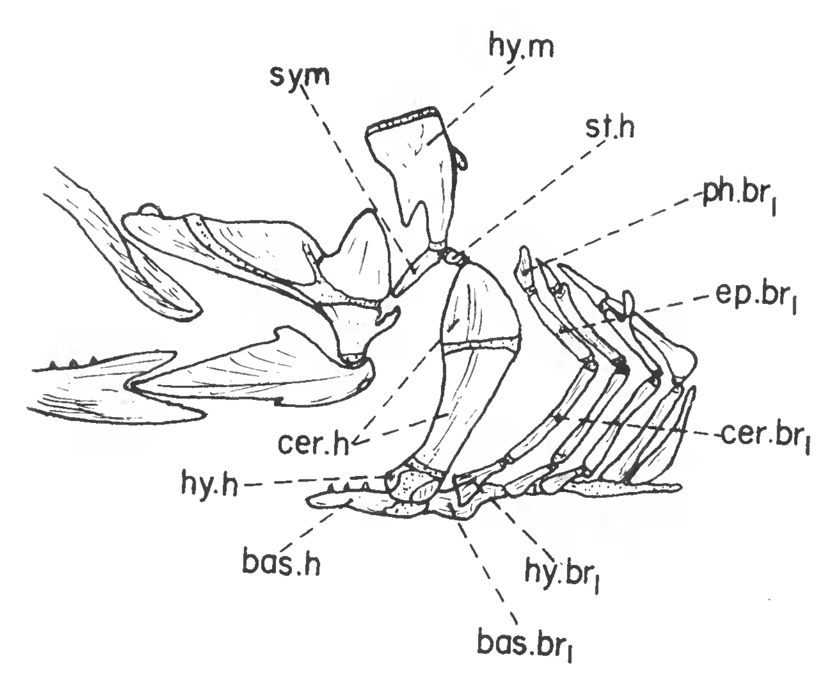


Fig. 6. — *Salmo.* Squelette viscéral en vue latérale (d'après Goodrich et Holmgreen et Stensiö *in* Vergl. Anat. de Bolk ; *bas. br.* 1, basibranchial du premier arc viscéral branchial ; *bas. h.*, basihyal ; *cer. br.* 1, cératobranchial I, *cer. h.*, cératohyal ; *ep. br.* 1, épibranchial I ; *hy. br.* 1, hypobranchial I ; *hy. h.*, hypohyal ; *hy. m.*, hyomandibulaire ; *ph. br.* 1, pharyngobranchial I ; *st. h.*, stylohyal ; *sym.*, symplectique.

Holocéphales. *Chimaera* (fig. 5). L'arc hyoïdien a presque la constitution d'un arc branchial ordinaire, mais l'hypohyal manque. Pour Holmgreen et Stensiö, le cartilage « d » est un suprapharyngohyal. Pour Devillers ce cartilage appartient au premier arc branchial.

Parmi les poissons osseux examinons quelques types d'Actinoptérygiens, un Téléostéen *(Salmo)*, un Chondrostéen *(Acipenser)* et un Holostéen *(Amia)*.

Salmo (fig. 6). Entre l'hyomandibulaire et la mandibule s'intercale un nouvel os, le symplectique (suspension méthyostylique de l'arc mandibulaire). Celui-ci ne serait, chez les Téléostéens, que la partie inférieure de l'hyomandibulaire, isolée. De plus, entre hyomandibulaire et cératohyal, on trouve un interhyal (ou stylohyal), qui dériverait de ce dernier ; à celui-ci fait suite vers le bas, un hypohyal, puis un basihyal.

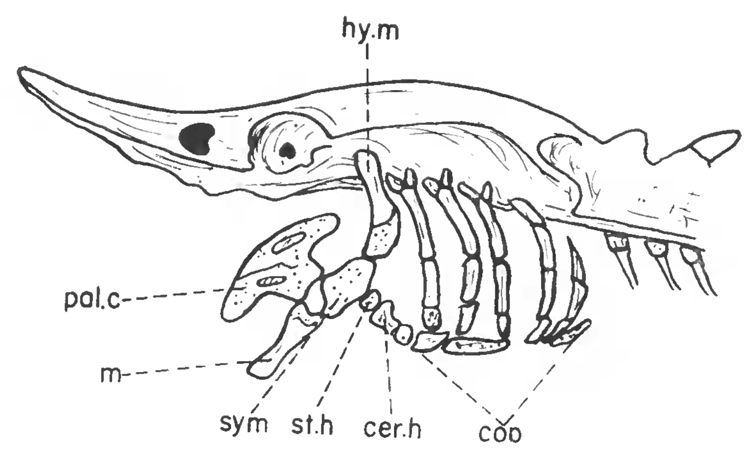


Fig. 7. — *Acipenser*. Squelette crânien viscéral (d'après Goodrich), *cer. h.*, cératohyal ; *cop.*, copula ; *hy. m.*, hyomandibulaire ; *m.*, mandibule ; *pal. c.*, palato-carré ; *st. h.*, stylohyal ; *sym.*, symplectique.

Acipenser (fig. 7). On retrouve les mêmes éléments que chez *Salmo*, mais le symplectique serait d'origine indépendante. De plus il n'y a pas de basihyal nettement isolé ; on ne trouve pour l'ensemble de tous les arcs viscéraux, que trois copules.

Chez *Amia* (fig. 8), même disposition, mais le symplectique appartient bien à l'hyomandibulaire dont il constitue une sorte d'apophyse antéro-ventrale. Il n'y a pas de basihyal séparé. Les trois basibranchiaux se forment chez l'embryon à partir d'une seule pièce qui se divise plus tard, en trois éléments, ce qui explique que les différents arcs n'ont pas chacun un basibranchial.

L'étude des rapports de l'hyomandibulaire avec les vaisseaux sanguins et les nerfs, a fait penser que l'hyomandibulaire n'est pas strictement homologue chez tous les poissons. En effet, chez les Sélaciens, l'hyomandibulaire s'articule toujours avec le crâne en un point morphologiquement ventral par rapport à la *vena capitis lateralis* et la branche hyomandibulaire

du nerf facial (fig. 9). En revanche chez les Actinoptérygiens (et les autres Téléostomes), il est dorsal par rapport à la *vena capitis lateralis*. En ce qui concerne la branche hyomandibulaire du nerf facial, elle peut passer ventralement par rapport à l'hyomandibulaire *(Acipenser)*, le traverser (*Amia*, *Lepidosteus*, et la majorité des Téléostéens), ou passer latéralement comme chez les Sélaciens et certains Téléostéens *(Gadus* et *Cyclopterus)*.

Ces dispositions différentes ont conduit certains auteurs à nier toute homologie entre les hyomandibulaires des divers groupes de poissons. D'autres les ont expliquées de diverses façons :

Pour Allis, l'hyomandibulaire des Sélaciens est un épihyal à disposition normale par rapport aux vaisseaux et aux nerfs. Celui des Holostéens est un épihyal complété en haut par deux portions, antérieure et postérieure, dérivées de rayons branchiaux de l'arc hyoïdien, et s'unissant autour de la branche hyomandibulaire du nerf facial.

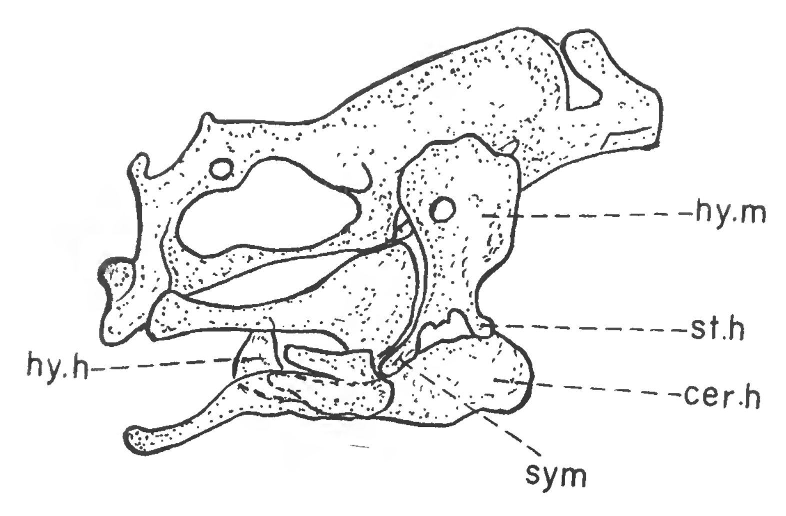
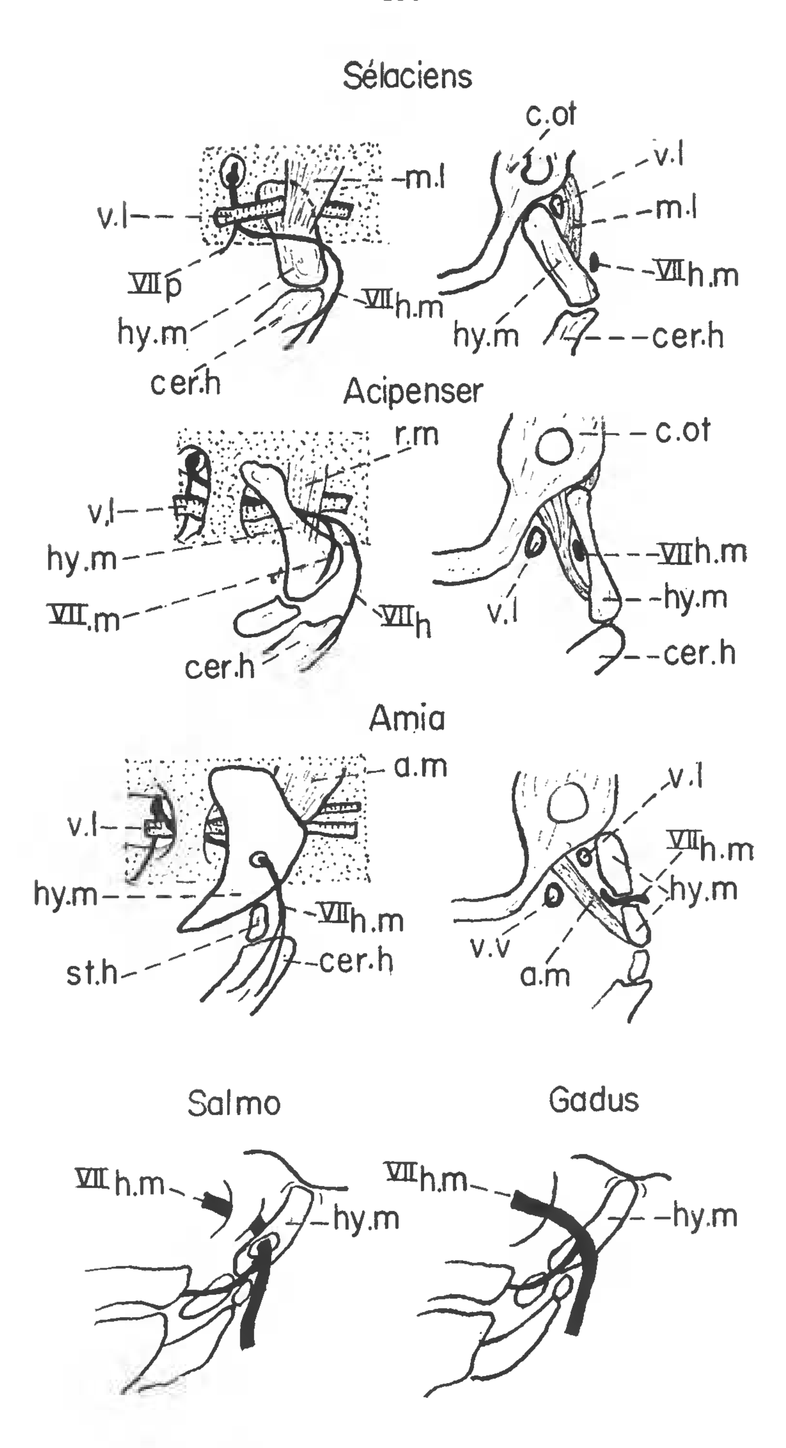


Fig. 8. — *Amia*. Vue latérale du chondrocrâne (d'après Pehrson) ; *cer. h.*, cératohyal ; *hy. h.*, hyohyal ; *hy. m.*, hyomandibulaire ; *st. h.*, stylohyal ; *sym.*, symplectique.

Pour Schmalhausen, l'épihyal (= hyomandibulaire) est primitivement en rapport avec le crâne par un infrapharyngohyal ventral et un suprapharyngohyal dorsal. Chez les Sélaciens le suprapharyngohyal disparaît et l'infrapharyngohyal se soude à l'épihyal. Chez les Téléostomes, où le nerf facial chemine mésialement par rapport à l'hyomandibulaire, c'est l'infrapharyngohyal qui disparaît, et c'est le suprapharyngohyal qui prolonge l'épihyal vers le crâne.

De Beer reprenant l'idée d'Allis, selon laquelle le processus otique du palato-carré dérive de rayons branchiaux, admet que l'hyomandibulaire s'articulait aussi, primitivement, avec le crâne par deux processus, basal et otique, entre lesquels passent la *vena capitis lateralis* et le nerf facial. Chez les Sélaciens c'est le basal, chez les Téléostomes c'est l'otique, qui est conservé.


Sélaciens
c.ot
v.l
m.l
v.l
m.l
VII p
VII h.m
VII h.m
hy.m
hy.m
cer.h
cer.h
Acipenser
r.m
c.ot
v.l
hy.m
VII h.m
hy.m
VII.m
VII h
v.l
cer.h
cer.h
Amia
a.m
v.l
v.l
VII h.m
hy.m
hy.m
VII h.m
st.h
cer.h
v.v
a.m
Salmo
Gadus
VII h.m
VII h.m
hy.m
hy.m

Par contre EDGEWORTH maintient que l'hyomandibulaire est homologue chez tous les poissons, sans d'ailleurs donner une explication au sujet des différences dans les rapports de cette pièce, avec la *vena capitis lateralis* et le nerf facial.

Signalons que chez *Latimeria chalumnae* (seul Crossoptérygien actuel), étudié récemment par MILLOT et ANTHONY, le cératohyal est séparé de l'hyomandibulaire par un épihyal qui est bien cela, car il y a aussi un symplectique et un stylohyal. L'hyomandibulaire correspond donc au pharyngohyal ; il est traversé par la branche hyomandibulaire du nerf facial, et donc, probablement composé d'un infra et d'un suprapharyngohyal (fig. 10).

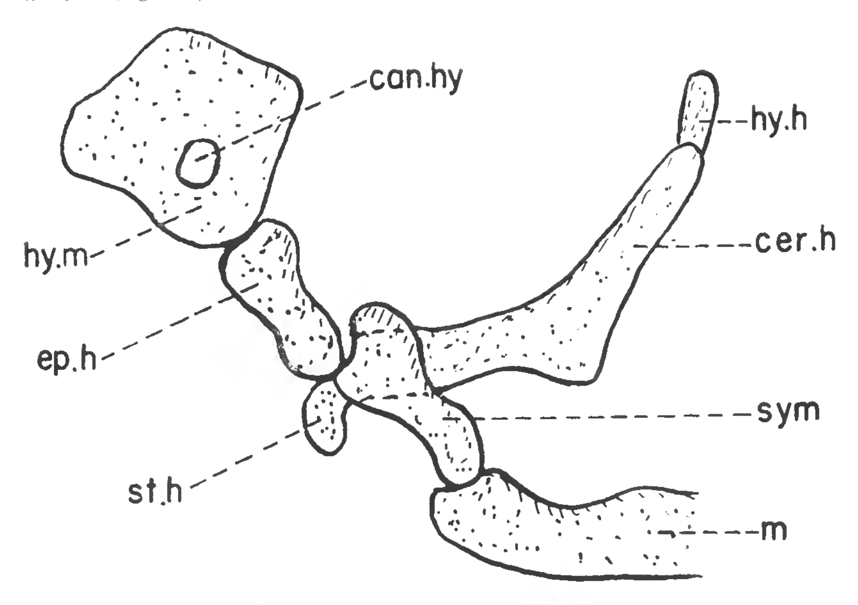


FIG. 10. — *Latimeria chalumnae* ; arc hyoïdien (d'après MILLOT et ANTHONY) ; *can. hy.*, canal hyomandibulaire pour le nerf facial ; *cer. h.*, cératohyal ; *ep. h.*, épihyal ; *hy. h.*, hypohyal ; *hy. m.*, hyomandibulaire ; *m.*, mandibule ; *st. h.*, stylohyal ; *sym.*, symplectique.

Cette rapide revue de l'arc hyoïdien chez les Poissons, nous montre que, si certains de ses éléments comme le cératohyal peuvent être retrouvés avec certitude dans les divers groupes, il n'en est pas de même de sa portion supérieure, les pharyngohyaux et l'épihyal dont il est difficile de déterminer la part exacte de chacun dans la formation de l'hyomandibulaire, cette pièce importante, qui chez les poissons intervient dans la

FIG. 9. — Rapport de l'hyomandibulaire avec le crâne, le nerf facial et la *vena capitis lateralis* chez les Poissons (d'après GOODRICH et DE BEER). *a. m.*, *musculus adductor hyomandibulae* ; *cer. h.*, cératohyal ; *c. ot.*, section de la capsule otique ; *hy. m.*, hyomandibulaire ; *m. l.*, *musculus levator hyomandibulae* ; *r. m.*, *musculus retractor hyomandibulae* ; *st. h.*, stylohyal ; *v. l.*, *vana capitis lateralis* ; *v. v.*, branche médio-ventrale de la *vena capitis lateralis* ; *VII. h.*, rameau hyoïdien du nerf facial ; *VII, h. m.*, rameau hyomandibulaire du nerf facial ; *VII, m.*, rameau mandibulaire du nerf facial ; *VII, p.*, rameau palatin du nerf facial.

suspension de l'arc mandibulaire, et qui chez les Tétrapodes va constituer la columelle des Amphibiens et des Reptiles, et les stapes ou étrier des Mammifères.

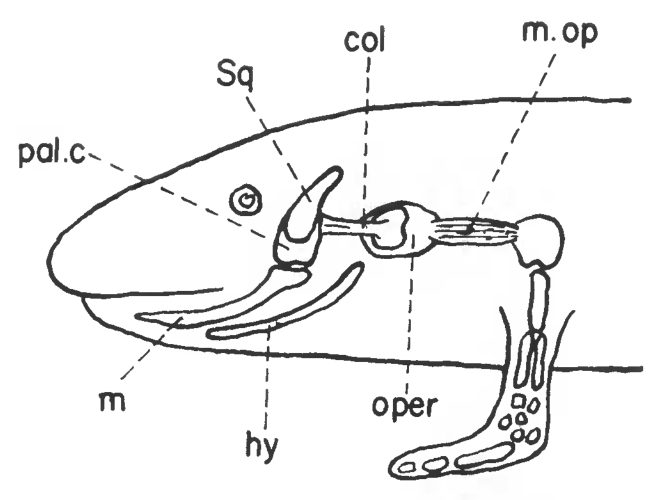


Fig. 11.; — Schéma des osselets de l'oreille des Urodèles (d'après Kingsbury et Reed) ; *col.*, columelle ; *hy.*, hyoïde ; *m.*, mandibule ; *m. op.*, *musculus opercularis* ; *oper.*, opercule ; *pal. c.*, palato-carré ; *sq.*, squamosal.

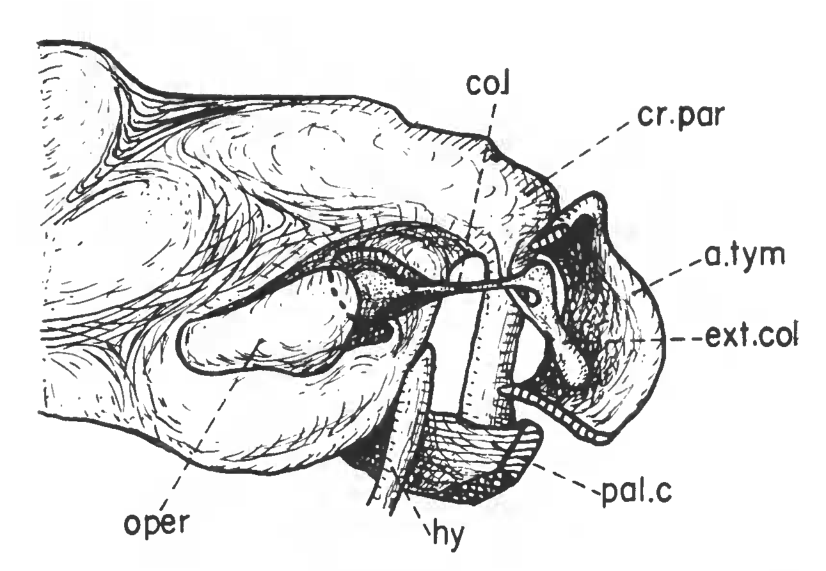


Fig. 12. — Osselets de l'oreille de *Rana*, en vue postérieure ; les moitiés postérieures de l'anneau tympanique et de la *pars articularis palatoquadrati* ont été enlevées (d'après Gaupp et Stadtmüller *in* Vergl. Anat. de Bolk) ; *a. tym.*, anneau tympanique ; *col.*, columelle ; *cr. par.*, *crista parotica* ; *ext.col.*, extracolumelle ; *hy.*, hyoïde ; *oper.*, opercule ; *pal. c.*, palato-carré.

Chez les Tétrapodes la respiration branchiale fait place à la respiration pulmonaire. D'où régression de l'appareil branchial. L'autostylie devient la règle. L'hyomandibulaire abandonne définitivement son rôle dans la suspension de l'arc mandibulaire, et se met au service de l'appareil auditif. Il sera peu à peu déplacé dans la poche hyomandibulaire (l'évent des Sélaciens) qui s'élargit en cavité tympanique. La portion inférieure de l'arc hyoïdien, unie à ce qui subsiste des arcs branchiaux formera avec ceux-ci l'appareil hyoïdien dont elle constitue les cornes hyoïdiennes.

(à suivre).